Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 8, 1986,
section A, n° 3 : 573-589.

Les larves chétosphères des Polychètes Spionidae dans le Pacifique
Remarques sur l'identification des stades larvaires

par Michel BHAUD et Mireille LEFÈVRE

Résumé. — Les auteurs complètent la description de trois types larvaires de Spionidae (Annélides polychètes) récoltés dans le Pacifique, archipel de la Société. Ces larves chétosphères sont caractéristiques de certains Spionidae au prostomium pointu à l'état adulte et peuvent très probablement être rattachées aux genres *Dispio* et *Scolelepis*. Une détermination fondée sur des caractères précis (prostomium, soies, branchies) bien que difficile, semble indispensable pour deux raisons : elle justifie l'étude des variations saisonnières et permet d'estimer l'emprise spatiale de la dissémination larvaire. Afin de faciliter cette identification il est nécessaire de connaître le moment d'apparition des caractères systématiques utilisés sur les spécimens adultes et pour cela les auteurs rappellent le grand intérêt de l'étude des cycles de vie.

Abstract. — *Chaetosphaera larvae of Spionidae (Polychaeta) in Pacific and observations on larval stages identification.* — The authors complete the description of three larval types of Spionidae (polychaete Annelids) collected in the Pacific, Society Archipelago. These chaetosphaera larvae are characteristic of some Spionidae with pointed prostomium during their adult stage and can quite probably be connected to the *Dispio* and *Scolelepis* genus. Although difficult, a careful identification based on distinct features (prostomium, bristles, gills) appears to be essential for two reasons : to account for seasonal variation studies and allow us to estimate the spatial area of the larval dissemination. In order to facilitate this identification, it is necessary to know when the systematic characters used on adult specimens appear. For this reason, the authors insist upon the importance of life cycle studies.

Mots clés. — Annélides, Polychètes, Spionidae, larves, plancton, Pacifique.
Key words. — Annelida, Polychaeta, Spionidae, larvae, plankton, Pacific Ocean.

M. BHAUD, *Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-mer, France.*
M. LEFÈVRE, *Laboratoire de Biologie marine et de Malacologie, École pratique des Hautes Études, 55, rue Buffon, 75005 Paris, et Antenne de l'EPHÉ, Centre de l'Environnement, B.P. 1013, Papetoai Moorea, Polynésie française.*

INTRODUCTION

Les prélèvements de larves chétosphères d'Annélides Polychètes (famille des Spionidae) dans le secteur de Moorea (Polynésie française, archipel de la Société) complètent ceux de la région de Nouméa (BHAUD, 1984 ; 1986*a* et *b*) pour deux raisons. Ils permettent de mieux définir les types larvaires, même si l'identification spécifique n'est pas toujours possible. Ils sont réalisés dans une nouvelle région et constituent les premiers éléments de la biogéogra-

phie du groupe. Cet ensemble de larves a été isolé de prélèvements de zooplancton dont l'étude fait l'objet d'une thèse (Lefèvre, 1985, 1986). Ces larves réunissent les caractères suivants : prostomium pointu ; enroulement sur la face ventrale ; soies disposées en éventail, fortement élargies et incurvées, avec ligne d'épines marquée sur le bord convexe, ou bien soies de diamètre régulier, longues, capillaires, irisées.

Matériel et méthodes

Récolte : Le matériel observé provient de Polynésie française et a été récolté entre les mois de février et juillet 1983. Les prélèvements ont été effectués d'une part dans l'océan au large de Tahiti sur des fonds de 100 et 1 000 m à l'aide d'un filet international WP2 (SCOR-UNESCO, 1968), d'autre part dans le lagon de Moorea en utilisant le même filet ainsi que des pièges à émergence mieux adaptés au milieu corallien (Porter & Porter, 1977). Ces pièges captent spécifiquement le zooplancton démersal qui offre la particularité de vivre en étroite relation avec le récif durant le jour et qui envahit la colonne d'eau pendant la nuit (Alldredge & King, 1980). Les pièges sont constitués d'un cône à pointe supérieure, ancré sur le substrat corallien, ce qui permet de diriger les organismes au moment de leur migration verticale vers le collecteur situé à son sommet. Les pièges sont laissés en place pendant 24 heures. Toutes les récoltes sont fixées dans une solution aqueuse à 5 % de formol. Les larves chétosphères observées ont été rapportées aux différents types définis par Bhaud (1984).

Préparation des échantillons : Au moment des prélèvements, il n'était pas prévu d'effectuer des observations au microscope électronique à balayage. En conséquence les animaux sont préparés après leur fixation au formol selon le protocole déjà indiqué (Bhaud, 1986*a*). Les différentes opérations de fixation du matériel vivant telles que celles décrites par Smith & Chia (1984) sont ainsi évitées. Les observations au microscope à balayage sont effectuées au Laboratoire d'Évolution, Bd Raspail à Paris.

RÉSULTATS

Les types récoltés

Trois types larvaires sont récoltés dans le secteur de Moorea ; ils appartiennent aux types IV, V et VI décrits antérieurement (Bhaud, 1986*a*) et dont les caractères sont rappelés dans le tableau I. Leur point commun repose sur le caractère des soies : ces dernières n'apparaissent jamais bleutées ou chatoyantes et sont toujours d'une épaisseur marquée ; elles portent des épines bien visibles. La distinction des trois types se fait selon la diagnose suivante :

A — Deux catégories de soies provisoires dorsales ; sur les cinq premiers sétigères : soies épineuses, de section anguleuse, avec extrémité droite et terminée en cupule ; à partir du sixième sétigère apparaissent des soies non épineuses, de section circulaire, avec extrémité recourbée en crochet largement ouvert. . . . . Type IV

B — Une seule catégorie de soies provisoires dorsales toujours épineuses et à extrémité distale non recourbée en crochet :

a) soies de couleur claire, terminées en une ou plusieurs pointes...................... Type V
b) soies de couleur sombre, terminées en cupule................................ Type VI

Tableau I. — Principaux caractères des larves chétosphères décrites de Nouvelle-Calédonie (NC) et de Moorea, archipel de la Société (M).

Caractères / Types	NC I	NC II	NC III	NC M IV	NC M V	NC M VI
Soies dorsales longues et capillaires (+) ou courtes, arquées, épaisses et épineuses (—)	+	—	—	—	—	—
Soies dorsales chatoyantes (+) ou sans reflets bleutés (—)	+	+	+	—	—	—
Section ronde (0) ou angulaire (+) des soies provisoires les plus communes	0	+	0	+	+	+
Soies provisoires spécialisées et peu nombreuses, accompagnant les soies provisoires communes :						
— soies à section arrondie (+), courbées en large crochet sur un seul segment	—	—	+	—	—	—
— soies dorsales à l'extrémité en large crochet (+), disposées sur plusieurs segments de la région moyenne	—	—	—	+	—	—
Terminaison des soies dorsales en cupule (+) ou en pointe (—)	—	—	—	+	—	+
Couleur brune des soies particulièrement soutenue (+)	—	—	—	—	—	+
Soies plus crénulées (+) qu'épineuses (—)	—	+	—	—	—	—
Pointe prostomiale	+	+	?	+	+	+

Description

Observations sur le type IV

Ce type se reconnaît aisément par la présence de soies dorsales à section circulaire et à extrémité courbée en large crochet. L'abondance de ces larves et leur grande taille relative permet de constituer une série progressive de stades ontogéniques.

Sur un individu d'une dizaine de segments sétigères (fig. 1A) le premier segment ne porte que des soies dorsales épineuses provisoires. Le cirre dorsal est présent ; la rame ventrale n'est signalée ni par des soies ni par une lamelle ou un cirre. Le second segment porte une rame dorsale bien fournie en soies provisoires. La rame ventrale est indiquée par une seule soie. Ce n'est qu'au 3e segment que le premier cirre ventral apparaît. A ce stade, aucune branchie n'est visible ; les crochets encapuchonnés ventraux sont absents. Les soies provisoires à extrémité distale recourbée sont disposées du 6e sétigère jusqu'au dernier. Les troches ventrales et pygidiales sont très développées. Les deux palpes sont courts mais bien marqués.

Sur un individu de 21 segments sétigères (fig. 1B) le premier segment porte des soies dorsales provisoires et des soies ventrales définitives ; les cirres dorsaux et ventraux sont

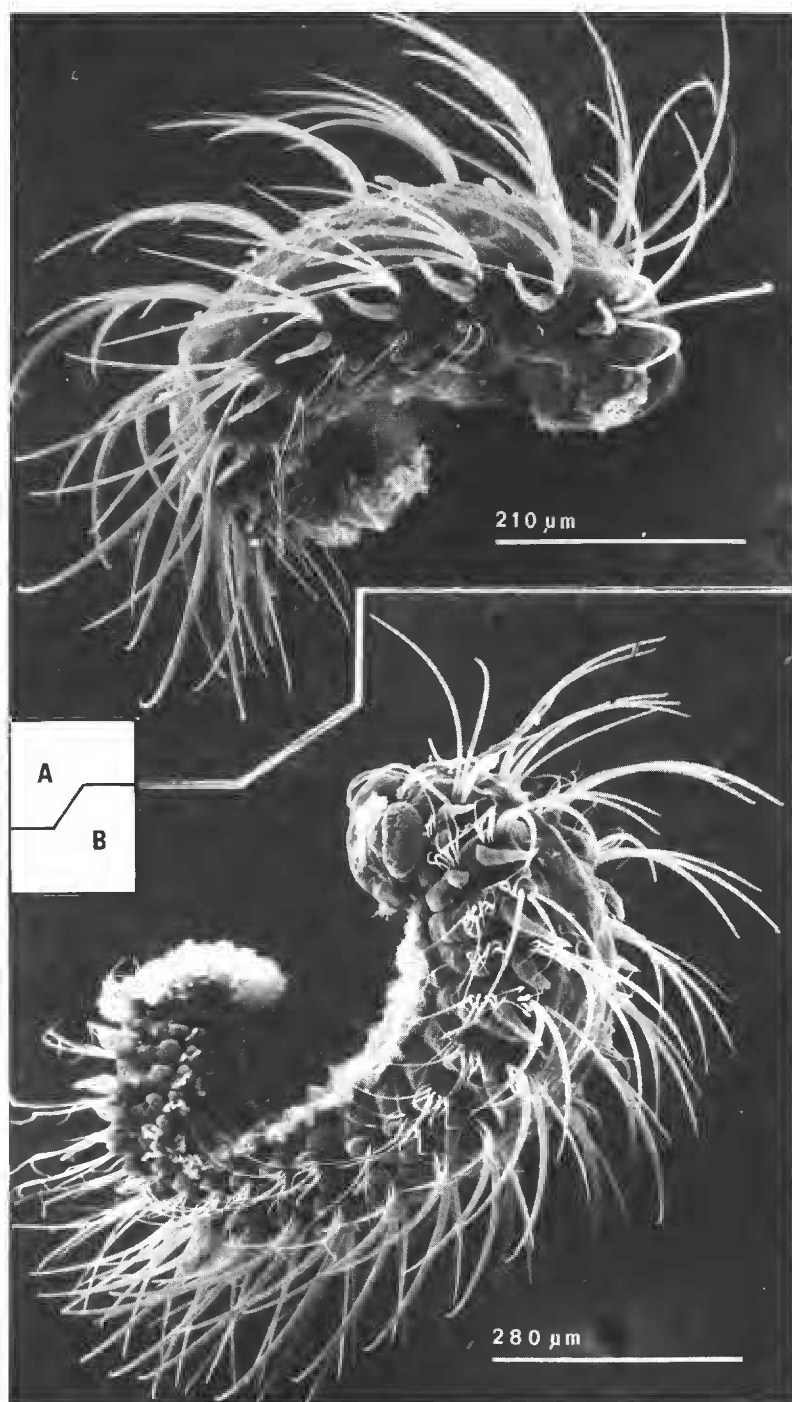


FIG. 1. — Chétosphère de type IV : A, stade de 10 sétigères ; B, stade de 21 sétigères. Sur ce dernier stade, les troches ventrales et la troche pygidiale sont particulièrement développées.

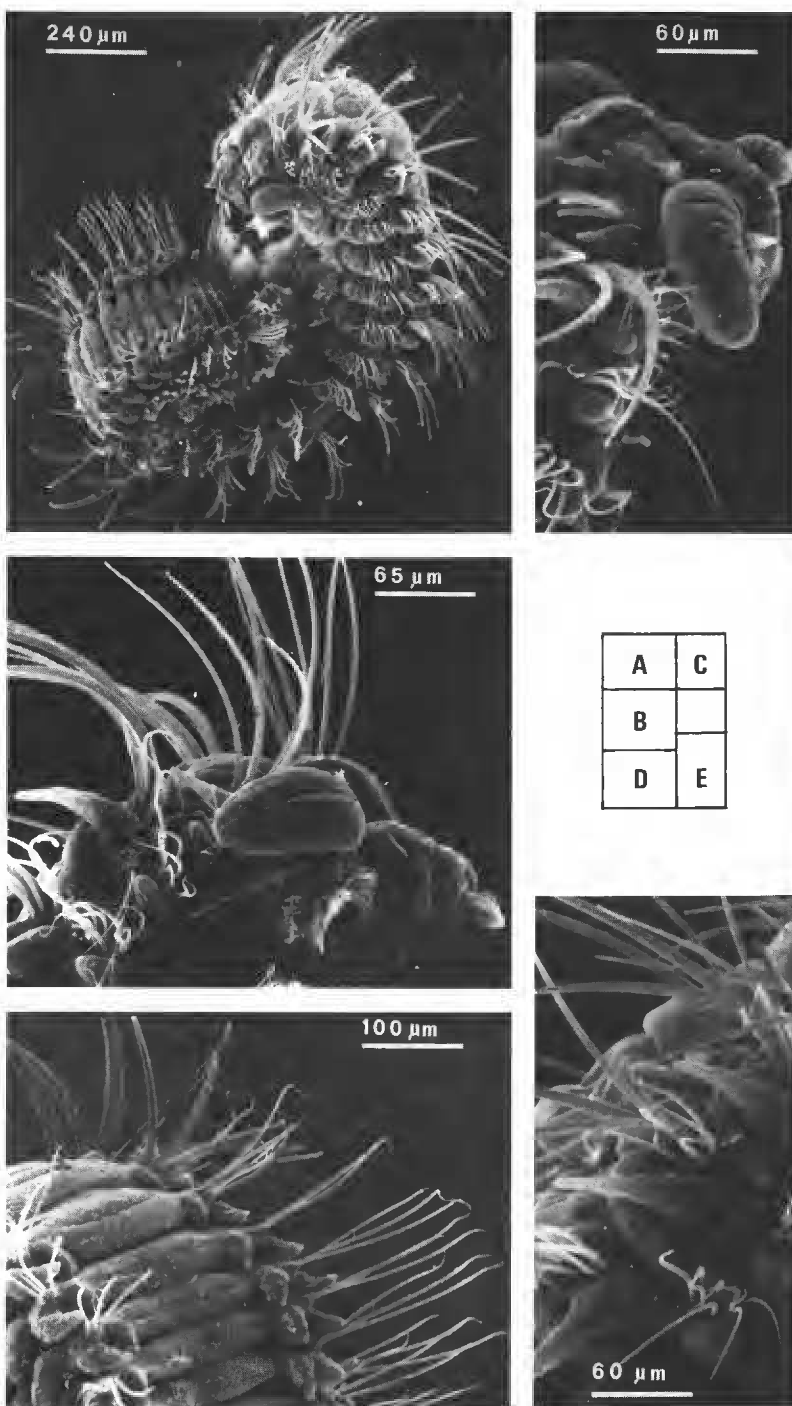


FIG. 2. — Chétosphère de type IV ; stade de 33 sétigères : A, larve entière ; B et C, région antérieure avec la pointe prostomiale très nette et le premier segment sans branchie ; D et E, région moyenne en vues dorsale et latérale.

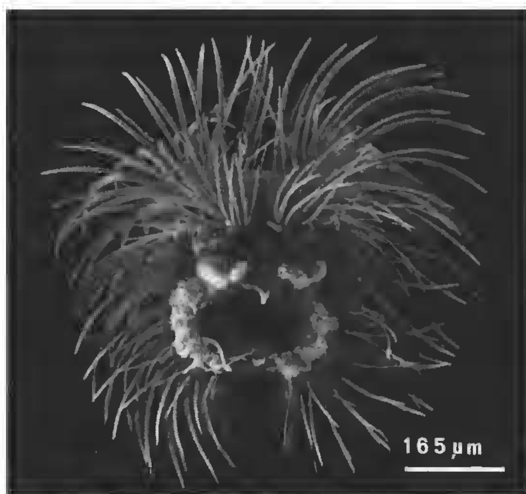
apparus et les deux palpes nettement individualisés. La première branchie est située au second segment sétigère. Sur quelques segments, l'insertion dorsale des branchies par rapport au cirre, et leur retour latéral sont bien visibles. Les soies dorsales recourbées sont présentes du 6^{e} au 14^{e} sétigère donc sur 9 segments. Les crochets bidentés ventraux apparaissent à partir du 15^{e} segment ; les soies capillaires définitives, dorsales et ventrales, sont lisses sur toute leur longueur ; leur limbe est peu important ; la pointe terminale faisant suite à un rétrécissement plus marqué est très développée (fig. 6A) ; les stries longitudinales occupent les deux tiers proximaux de la soie.

Un stade de 33 sétigères ne porte aucune branchie sur le premier segment (fig. 2A) alors qu'elles sont très développées sur les suivants ; le prostomium est nettement pointu dans sa partie distale (fig. 2B et 2C) ; les deux palpes sont bien formés. Les troches ventrales sont réduites mais la couronne pygidiale reste puissante. Il n'y a pas de traces ciliaires dorsales (fig. 2D et 2E). Les soies dorsales provisoires courbées en crochet terminal sont disposées sur les sétigères 11 à 17 donc sur 7 segments ; par rapport aux stades antérieurs leur répartition est modifiée et se traduit par un déplacement en direction postérieure ; cette observation montre que de telles soies sont caduques et que leur renouvellement n'est pas nécessaire. Il existe une autre catégorie de soies provisoires : effilées, minces, épineuses, en position ventrale, qui perdent leurs épines en gagnant la région postérieure du corps (fig. 6C). Les soies définitives observées se rapportent à trois formes : les soies ventrales en crochet bidenté et double capuchon (fig. 5D et 5E) ; les soies dorsales et ventrales particulièrement nombreuses dans la région antérieure, sans limbe marqué, avec un net rétrécissement isolant le tiers distal (fig. 6A) ; les soies ventrales, épaisses, avec limbe prononcé et granulations sur la partie axiale (fig. 6B). Les larves de ce type sont les plus grandes parmi toutes celles récoltées par prélèvements de plancton. La longueur (en μm) du spécimen supposé déroulé est la suivante : stade 10 sétigères : 800 ; stade 21 sétigères : 1 400 ; stade 33 sétigères : 2 600.

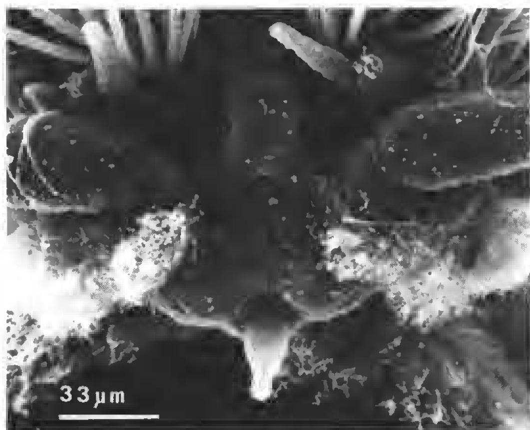
Observations sur le type V

Ce type est reconnaissable par les soies provisoires dorsales non irisées, mais ternes ; elles portent de fortes épines et leur extrémité distale n'est terminée ni en crochet, ni en cupule, mais en une ou plusieurs pointes émoussées (fig. 3D et 3E). La figure 5H met en évidence la disposition typique des larves chétosphères enroulées sur leur face ventrale, le pygidium rejoignant le prostomium. Ainsi, toute la face ventrale se trouve cachée malgré la bonne orientation de l'observation (fig. 3A).

Les points morphologiques importants à retenir sont la présence d'un prostomium pointu et d'une branchie au premier segment (fig. 3B) ; en outre, la caroncule semble particulièrement bien détachée de la face dorsale du premier segment (fig. 3C). Les trois derniers segments permettent d'observer, par écrasement, des soies à crochet encapuchonnées et bidentées ; la partie du capuchon située sous le crochet principal ne montre aucune trace d'un éventuel capuchon secondaire (fig. 5F). Les soies définitives capillaires sont très mal caractérisées si l'on excepte l'existence d'un court limbe qui n'est pas toujours visible (fig. 6E). Une larve de 15 segments supposée déroulée mesure 650 μm.







A	D
B	
C	E

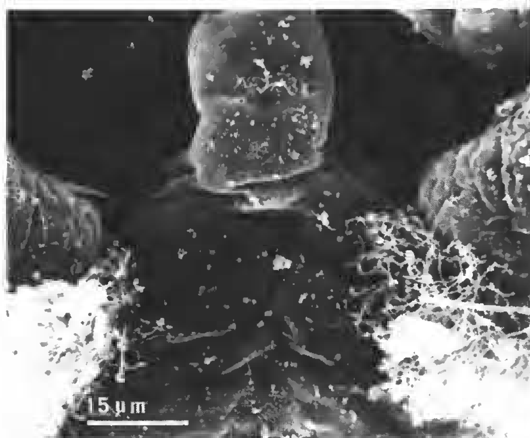




FIG. 3. — Chétosphère de type V : A, larve de 15 segments enroulée sur la face ventrale, le prostomium rejoint le pygidium ; B, région antérieure dorsale mettant en évidence la pointe prostomiale, la caroncule, les deux palpes, le cirre dorsal et la branchie du premier segment sétigère ; C, détail de la caroncule qui apparaît détachée du prostomium ; D et E, extrémité des soies provisoires terminées par une ou plusieurs pointes.

Observations sur le type VI

Les larves de ce type sont rapidement reconnaissables dans la prise de plancton par la couleur brune soutenue, provenant des soies épineuses particulièrement fournies. Les stades de 5 segments, décrits antérieurement (Bhaud, 1986*a*), portent des soies aplaties très larges dans leur région médiane avec denticulation grossière de l'arête convexe. On a pu penser que de telles soies appartenaient à des individus de la famille des Chrysopetalidae ; il n'en est rien : l'observation au microscope binoculaire ne montre ni les rubans longitudinaux ni les stries transversales caractéristiques de cette famille. Ces soies fortement aplaties et élargies se transforment et acquièrent une largeur plus régulière, une section carrée et une extrémité distale terminée par une cavité à bord crénelé.

Les nouvelles observations d'un stade d'une quinzaine de sétigères (fig. 4A) permettent d'apporter plusieurs précisions : a) le prostomium est terminé par une pointe antérieure (fig. 4B) ; b) les soies provisoires à section carrée sont terminées par une cupule qui n'est pas toujours dans l'axe de la soie mais en position latérale sur la face convexe (fig. 4C) ; c) les crochets encapuchonnés, qui sont à ce stade uniquement ventraux, ont deux pointes ; la partie du capuchon située sous le crochet principal est homogène et ne montre aucune trace d'un éventuel capuchon secondaire (fig. 5G) ; d) une branchie est présente au premier sétigère. Les soies définitives capillaires autant dorsales que ventrales ne montrent aucune ornementation (fig. 6G).

Une larve de 14 segments, supposée déroulée, mesure 600 μm.

Identification

Une première méthode consiste à reprendre les critères systématiques utilisés dans les clés de détermination des adultes et observer quels sont ceux déjà présents sur les larves des différents types. Les travaux de Pettibone (1963), Foster (1971), complétés par ceux de Blake & Kudenov (1978) pour du matériel du sud-est australien, peuvent ainsi être résumés au niveau des genres qui nous intéressent ici (Spionidae avec branchies et prostomium pointu) :

Branchies commençant au sétigère 1
- Prostomium avec cornes latérales en supplément de la pointe distale ; soies dorsales du sétigère 1 de même longueur que celles des autres segments ; pas de branchies accessoires. . . . . *Australospio*
- Protomium sans cornes latérales ; soies dorsales du sétigère 1 longues et minces ; branchies accessoires. . . . . *Dispio*

Branchies commençant au sétigère 2
- présentes sur tout le corps et fusionnées, au moins à la base, avec la lamelle dorsale. . . . . *Scolelepis*
- présentes sur un nombre variable de sétigères antérieurs ; nettement séparées de la lamelle dorsale. . . . . *Aonides*

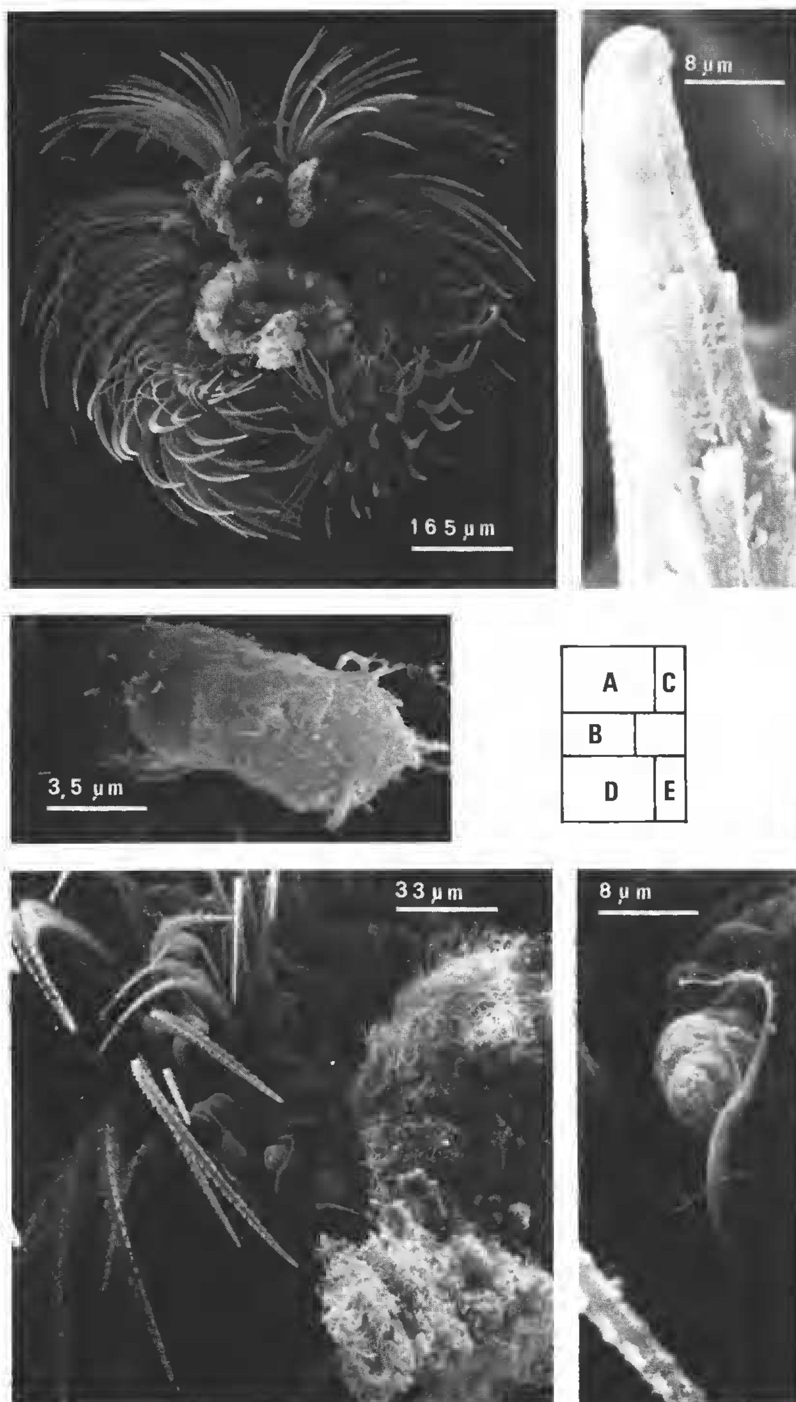


FIG. 4. — Chétosphère de type VI : A, larve de 14 segments sétigères avec enroulement prononcé du corps sur la face ventrale (le premier segment porte une branchie dorsale) ; B, pointe extrême du prostomium ; C, partie distale d'une soie provisoire dont l'extrémité est creusée en cupule ; D, sétigères postérieurs avec soies provisoires dirigées vers l'arrière et atteignant le pygidium (quelques soies encapuchonnées ventrales sont visibles) ; E, détail d'un parapode dorsal (le cirre porte de nombreuses cavités à rôle vraisemblablement sensoriel).

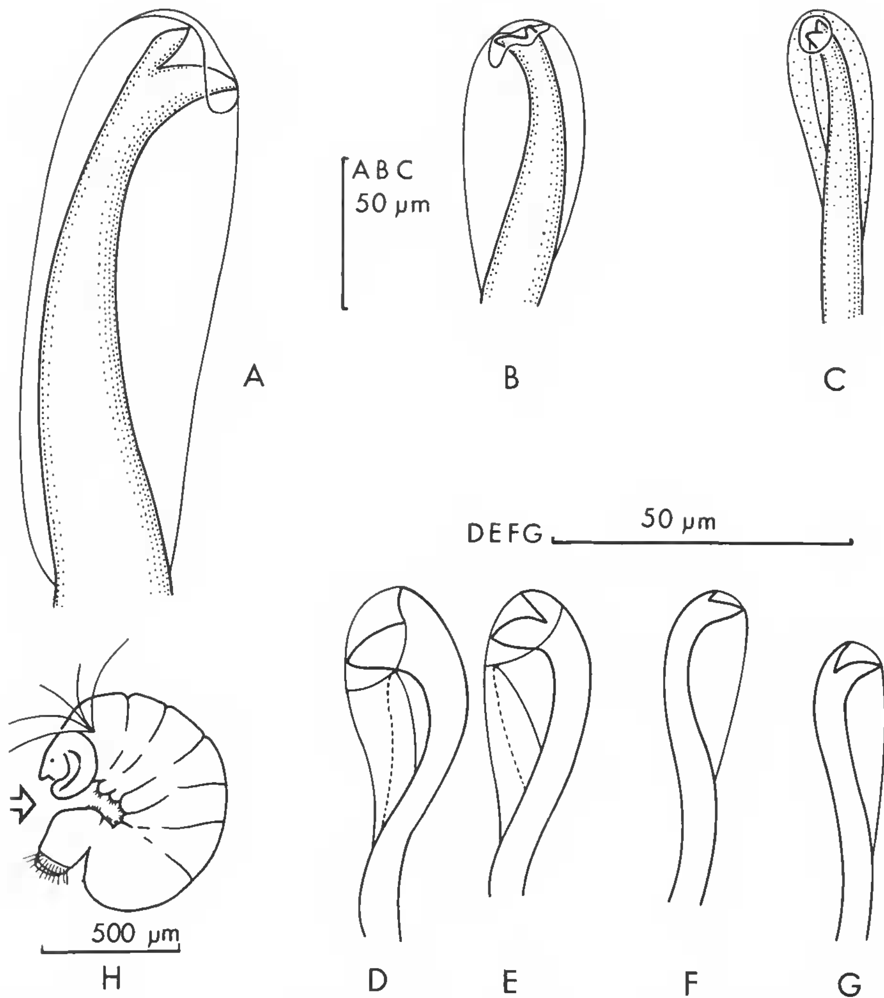


FIG. 5. — Grandeur comparée des soies encapuchonnées observées sur des spécimens adultes (A-C) d'après BLAKE & KUDENOV (1978), et larvaires (D-G) : A, *Scolelepis viridis* ; B, *S. phyllobranchia* ; C, *S. caruncu-lata* ; D et E, type IV ; F, type V ; G, type VI ; H, schéma d'observation des types V et VI avec direction de l'observation à l'origine des figures 3A et 4A.

Réaliser une détermination sur des individus dont tous les caractères n'ont peut-être pas atteint leur pleine expression pose la question de la valeur des observations des stades larvaires.

Pour ce qui concerne les caractères portant sur la forme du prostomium, pointu ou non, et le niveau d'apparition des branchies au 1er ou au 2e segment sétigère, nous leur accordons une forte valeur pour deux raisons :

a) l'observation du développement depuis la fécondation jusqu'à la phase adulte de dif-



FIG. 6. — Soies observées au microscope optique : A et B, soies définitives du type IV : A, dorsales et ventrales, B, ventrales, C, soie provisoire ventrale appartenant au même type larvaire. D et E, soies du type V : D, larvaires, E, définitives. F et G, soies du type VI : F, larvaires, G, définitives.

férents genres de Spionidae (CAZAUX, 1970) n'a pas mis en évidence une modification de la forme prostomiale pointue une fois celle-ci apparue ; il en est de même pour les branchies ;

b) deux lots larvaires, d'une part V et VI, d'autre part IV, comportant le même nombre de sétigères, présentent, ou non, une branchie au premier sétigère. Si l'on suppose un déroulement parallèle de l'ontogenèse des représentants de deux espèces voisines, l'absence d'un tel caractère chez l'une d'elles au stade normal de son apparition chez l'autre est vraisemblablement fondamentale.

D'après la diagnose précédente il semble raisonnable de rattacher le type IV au genre *Scolelepis* et les types V et VI seraient à rattacher au genre *Dispio* dans la mesure où la pointe distale du prostomium n'annonce aucune corne latérale.

Il est cependant nécessaire de rappeler ici les observations mettant en évidence la régression d'éléments venant de se former. Il en est ainsi de la chute de certaines soies chez *Nicolea zostericola*, Terebellidae (HERPIN, 1925) ou *Magalia perarmata*, Hesionidae (CASANOVA, 1954). Les exemples de régressions de parties molles sont plus rares mais bien réels. Ainsi, BANSE (1956) signale que chez *Castalia punctata* une antenne impaire apparue sur les premiers stades benthiques devient rudimentaire puis disparaît au stade adulte. De même, BLAKE (1975) note chez *Cirriformia spirabranchia* l'apparition des premières branchies sur un segment qui en est dépourvu au stade adulte. Enfin, l'apparition très tardive de caractères importants ne facilite pas la détermination : ainsi, l'antenne médiane d'*Aricia minuta* se développe seulement sur les stades juvéniles (GIBBS, 1969).

Si maintenant nous voulons continuer la détermination à l'intérieur du genre *Scolelepis*, deux critères doivent être examinés :

— soies dorsales présentes ou non sur le premier sétigère (qui a donc au moins des soies ventrales) ;

— caroncule libre postérieurement ou appliquée sur le péristomium.

Ces critères apparaissent vraisemblablement très tardivement et il n'est pas possible de les utiliser dans le cas présent.

Une autre voie qui peut conduire à une identification est de rechercher sur la larve un caractère particulier observé sur une espèce précise décrite à l'état adulte. Dans le cas présent, nous nous sommes intéressés aux crochets encapuchonnés ventraux qui, parmi les espèces de *Scolelepis* décrites par BLAKE & KUDENOV (1978), témoignent d'une certaine variété. Une seule espèce, *S. carunculata*, porte des crochets à double capuchon et nous pensons avoir observé ce caractère sur les soies à crochets du type IV (fig. 5D et 5E). En outre, BLAKE & KUDENOV signalent que l'espèce *S. carunculata* comparée au reste de la famille est d'une grande taille. Ce caractère est aussi celui de la larve que nous assimilons à l'espèce précédente.

L'observation des soies à crochets met aussi en évidence leur renouvellement. Sur les trois types larvaires, la partie proximale des crochets, limitée à l'angle que décrit la hampe, ne dépasse pas 50 μm alors que sur les stades adultes, d'après les observations de BLAKE & KUDENOV, la même partie dépasse toujours 100 μm (fig. 5, A à G).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Valeur des caractères morphologiques larvaires

Il s'agit de savoir si les soies larvaires peuvent constituer un critère spécifique au même titre que celles du stade adulte pour établir une diagnose. La réponse est positive si l'on observe que des caractères précis ne se combinent pas au hasard. Ces combinaisons sont rapportées dans le tableau I. En faisant abstraction du type III connu par un seul spécimen, il apparaît que toutes les larves chétosphères présentent un prostomium pointu. En outre, parmi les autres larves de Spionidae décrites, aucune ne présente à la fois un prostomium pointu et des soies provisoires arquées et divergentes, ce qui indique que seules les larves chétosphères se rapportent à des espèces au prostomium pointu.

Ce n'est pas la première fois que les soies, autant par leur forme (Hilbig, 1982) que par leur rang d'apparition (Amoureux, 1977 ; Laubier *et al.*, 1972), sont utilisées en tant que critère systématique. Dans ces deux cas, ce sont des stades adultes qui servent de matériel de base. Chez les larves, la disposition des soies a déjà permis de confirmer la distinction de deux espèces de *Microspio* (Hannerz, 1956 ; Cazaux, 1971). Leur forme n'a, jusqu'à maintenant, été utilisée que très rarement (Bhaud, 1978). De tels critères spécifiques larvaires sont, pour le moment, employés à posteriori pour confirmer une détermination déjà établie sur des critères d'adultes. Il est cependant nécessaire d'être prudent au cours de l'utilisation de tels critères : des modifications morphologiques, sous l'effet par exemple d'une variation de température, ont déjà été mises en évidence (Hillger & Reish, 1970) ; une telle variation provoquée chez une forme adulte peut vraisemblablement se produire aussi chez les larves.

Conséquences des modifications de la nomenclature

Les trois larves de *Scolelepis* Blainville (sensu Mesnil) décrites par Hannerz (1956) — *S. girardi* (Quatrefage), *S. fuliginosa* (Claparède), *S. ciliata* (Keferstein) — ne montrent pas de prostomium pointu antérieurement et nos conclusions antérieures peuvent paraître erronées. En outre, les descriptions des formes adultes (Fauvel, 1927) ne s'accordent pas avec celles de Blake & Kudenov (1978) qui définissent le genre *Scolelepis* Blainville, 1928, avec le prostomium pointu sur son bord antérieur. Ou bien les espèces dont le développement est étudié par Hannerz ne rentrent pas dans les définitions génériques de Blake & Kudenov, ou bien les espèces du genre *Scolelepis* sont hétérogènes quant à leur développement. La première hypothèse doit être retenue : ces spécimens sont, à l'état adulte (Fauvel, 1927 : 28), caractérisés par 2 cornes frontales sur le prostomium non pointu antérieurement, des branchies à partir du premier sétigère, des crochets encapuchonnés uniquement ventraux, et doivent selon Blake & Kudenov être rattachés au genre *Malacoceros*.

Une question analogue peut être soulevée au sujet des larves des espèces du genre *Aonides* voisin de *Scolelepis* : les larves des adultes au prostomium pointu présentent-elles

déjà un prostomium pointu ? Selon HANNERZ (1956) et CAZAUX (1970), qui décrivent le stade larvaire de deux espèces d'*Aonides*, la réponse est négative : ces espèces dont le prostomium est pointu au stade adulte ont, au stade larvaire, un prostomium légèrement bombé ou droit. L'étude récente des espèces de ce genre (RAMOS, 1976) montre que le prostomium est beaucoup plus conique que terminé en une pointe paraissant greffée sur le prostomium, ce qui est le cas chez *Scolelepis*. Ce dernier caractère suppose une discontinuité particulièrement nette du profil du prostomium alors que dans le cas de *Aonides* le prostomium est nettement et régulièrement conique.

Bien que BLAKE & KUDENOV (1978) groupent *Scolelepis* et *Aonides* dans un ensemble au prostomium pointu, l'étude des larves suggère d'effectuer une séparation basée sur la forme du prostomium et la disposition des soies. Chez l'adulte, la différence pourrait reposer sur la forme de la partie antérieure du prostomium : la présence ou l'absence d'une pointe bien individualisée indiquerait respectivement les espèces des genres *Scolelepis* et *Aonides*.

DIFFICULTÉ DES DÉTERMINATIONS

La détermination spécifique des larves d'Annélides, après récolte en mer, n'est pas aisée. Cette méthode d'obtention des larves s'oppose à celle basée sur la fécondation artificielle où le problème de l'identification ne se pose pas. Dans le cas présent, l'identification n'est pas achevée et, pour le niveau obtenu, des doutes subsistent. Il est cependant nécessaire de procéder à partir de pêches planctoniques dans la mesure où de telles pêches constituent une méthode très courante de récolte. En outre, les espèces qui peuvent à la fois se prêter à une récolte commode du stade adulte et à l'observation des stades du développement, après fécondation ou élevage au laboratoire, ne sont pas communes (BHAUD, 1966). Ce décalage d'abondance empêche de bâtir une identification larvaire à partir de ce qui est localement connu de la faune adulte (CAZEAUX, 1970). A côté de ces difficultés techniques, d'autres sont liées à l'apparition progressive des caractères adultes. Lorsque la série des stades morphologiques n'est pas connue, il est difficile de dire si un caractère observé est vraiment définitif et, dans le cas de son absence, savoir s'il l'est définitivement. De ce point de vue une quantité non négligeable d'information d'ordre systématique peut être obtenue en intégrant l'étude des cycles de vie aux travaux purement systématiques (REISH, 1977). Enfin, d'autres difficultés reposent sur une systématique des formes adultes qui est le plus souvent provisoire. Une telle base constitue un guide sérieux mais jamais absolu. Ainsi dans la faune de Nouvelle-Calédonie on peut s'étonner de la présence de *Nerine cirratulus* dont la larve bien connue sur les côtes européennes n'a pas encore été récoltée dans le lagon.

Compte tenu de ces difficultés deux exigences apparaissent. Il s'agit en premier lieu d'acquérir des données sur les transformations subies au cours de l'ontogenèse ; par conséquent travailler sur du matériel vivant. Une telle recherche ne suppose pas un lourd investissement de temps. Ainsi, d'après notre expérience personnelle sur les côtes malgaches, nous pouvons assurer que la question de l'identité du type IV peut être résolue de façon directe en sept à huit semaines par élevage des stades les plus communs récoltés dans le plancton. La seconde exigence est d'être parfaitement informé des travaux de systématique réalisés sur la famille étudiée à partir de spécimens adultes.

Nécessité des déterminations larvaires

Malgré les problèmes qu'elles posent, de telles déterminations apparaissent nécessaires pour deux raisons :

a) l'observation de larves reconnues par des caractères objectifs permet d'accorder une confiance plus grande aux variations saisonnières qui, rappelons-le, donnent une information exploitable seulement lorsqu'elles concernent une seule catégorie larvaire ;

b) l'emprise spatiale liée à la dissémination larvaire doit être connue, ce qui rend nécessaire l'identification des stades planctoniques. Dans le cas particulier des chétosphères, on pouvait s'attendre à une faible diversité des types larvaires planctoniques : les auteurs anciens (Ehlers, 1913 ; Haecker, 1898) ont certes décrit de nombreuses larves mais leurs descriptions ne fournissent pas de caractères de discrimination efficaces. Les auteurs plus récents qui se sont intéressés à ce groupe (Hannerz, 1956 ; Scheltema, 1971) ont utilisé comme base de travail une systématique imparfaite ou bien ont rapporté ce type de larve à une seule espèce. Cependant, la diversité des types larvaires est bien réelle et cette diversité reflète ce qui est connu de la faune adulte. Rappelons que Blake & Kudenov (1978), à partir d'une prospection du Sud-Est australien, récoltent dans la famille des Spionidae 68 espèces réparties en 19 genres dont 43 espèces nouvelles et 4 genres nouveaux. Cette diversité est particulièrement intéressante à relever chez un groupe à capacité de dissémination très puissante. Les espèces à longue vie larvaire planctonique devraient, comme conséquence du fort brassage génétique, réunir les trois caractères suivants : une aire géographique très étendue, une capacité d'adaptation développée, une vie géologique longue (Scheltema, 1981). On doit donc s'interroger, tout en se limitant à l'observation actuelle, sur la grande diversité des espèces de Spionidae. Elle pourrait indiquer comme le suggère Vrba (1980) une capacité d'adaptation limitée : les espèces en se disséminant rencontrent nécessairement des zones peu favorables et sont amenées à disparaître ou à s'adapter.

Conclusion

En définitive, l'étude systématique des larves apparaît possible dans la mesure où est connu le stade d'apparition des caractères utilisés dans les classifications. Tenter de déterminer des stades larvaires, donc antérieurs à la métamorphose, à partir des critères utilisés chez les adultes peut sembler incorrect. Mais il faut savoir que de nombreux caractères d'adultes sont déjà présents chez la larve. Ainsi au sein de la famille des Spionidae, on peut observer dès le stade larvaire, les caractères suivants : épines neuropodiales au sétigère 1 (qui lorsqu'elles sont présentes caractérisent le genre *Spiophanes*), sétigère 5 avec soies spécialisées (qui lorsqu'elles sont présentes caractérisent le complexe *Polydora*), prostomium pointu distalement ou large et rectangulaire, branchies présentes ou absentes au sétigère 1, branchies cirriformes ou pennées, crochets encapuchonnés dorsaux et/ou ventraux. En développant ces observations au cours de l'ontogenèse, la dichotomie larve-adulte vis-à-vis de la systématique, disparaît. Il est donc regrettable que les stades larvaires ne forment pas actuellement le support d'un travail systématique bien qu'ils constituent une part du phé-

notype. Les présentes observations devraient permettre d'utiliser sinon autant, du moins en complément, les stades larvaires pour de telles études. Ce travail montre précisément que la morphologie larvaire permet d'établir deux catégories de Spionidae avec prostomium pointu à l'état adulte : d'une part ceux dont le prostomium est formé dès le stade larvaire (*Scolelepis*) et d'autre part ceux dont le prostomium acquiert sa forme conique très tardivement (*Aonides*).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLDREDGE, A. L., & J. M. KING, 1980. — Effects of moonlight on the vertical migration patterns of demersal zooplankton. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.,* **44** (2-3) : 133-156.

AMOUREUX, L., 1977. — *Ophelia bicornis* Savigny 1818, *Ophelia radiata* Delle Chiaje 1828, two phenotypical forms of the same species. *In* : Essays on polychaetous Annelids in memory of Dr. Olga Hartman. D. J. REISH and K. FAUCHALD eds, Allan Hancock Fondation edit., University of southern California : 267-278.

BANSE, K., 1956. — Uber die Entwicklung von *Cartalia punctata. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh,* **4** (1) : 17-24.

BHAUD, M., 1966. — Les larves planctoniques d'Annélides Polychètes, leur intérêt pour une meilleure connaissance faunistique. *Vie Milieu,* **17** (1B) : 435-437.

— 1978. — Morphological variations of the modified setae of Chaetopterids during ontogenesis. *Ophelia,* **17** (2) : 199-206.

— 1984. — Nouvelles données sur les larves chétosphères de Polychètes (note préliminaire). *Oceanis,* **10** (7) : 697-706.

— 1986*a*. — Les larves chétosphères de Polychètes : position systématique et description de nouveaux types. *Zoologica Scripta,* **15** (2) : 125-139.

— 1986*b*. — Preliminary data on the meroplanktonic larvae of Polychaeta in the Noumea Lagoon, south-western New Caledonia. *J. coast. Res.,* **2** (3) : 297-309.

BLAKE, J. A., 1975. — The larval development of Polychaeta from the northern California coast. 1. *Cirriformia spirabranchia* (family Cirratulidae). *Trans. Am. microsc. Soc.,* **94** (2) : 179-188.

BLAKE, J. A., & J. D. KUDENOV, 1978. — The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas with revision of the genera. *Mem. natn. Mus. Vict.,* **39** : 171-280.

CASANOVA, L., 1954. — Note sur le développement de *Magalia perarmata* Marion et Bobretzky. *Recl Trav. Stn mar. Endoume,* **13** : 155-162.

CAZAUX, C., 1970. — Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes de la région d'Arcachon. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux, 355 p., 90 pl.

— 1971. — Développement larvaire de *Microspio mecznikovianus. In* : Fourth European Marine Biology Symposium. D. J. CRIPS ed., Cambridge University Press : 247-257.

EHLERS, E., 1913. — Die Polychaeten-Sammlungen der deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Exped.,* **13** (4) : 397-598.

FAUVEL, P., 1927. — Faune de France, Paris 16 : Polychètes sédentaires, Addenda aux Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. Librairie Faculté des Sciences, 1-494.

FOSTER, N., 1971. — Spionidae (Polychaeta) of the gulf of Mexico and the Carribean sea. *Stud. Fauna Curacao,* **36** (129) : 1-183.

GIBBS, P. E., 1969. — A quantitative study of the polychaete fauna of certain fine deposits in Plymouth Sound. *J. mar. biol. Ass. U.K.,* **49** : 311-326.

HAECKER, V., 1898. — Die pelagischen Polychaeten und Achaeten larven der Plankton Expedition. *Ergebn. Atlant. Ozean Planktonexped. Humboldt-Stift,* Kiel und Leipzig, **3** : 50 p.

HANNERZ, G., 1956. — Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidr. Upps.,* **31** : 1-204.

HERPIN, R., 1925. — Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.,* 4e série, **5** : 1-250.

HILBIG, B., 1982. — Beitrag zur ultrastruktur der mit häntiger hülle versehenen borsten und haken von Polychaeten und ihre Bedentung für die taxonomic und systematik. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.,* **79** : 19-50.

HILLGER, K. A., & D. J. REISH, 1970. — The effect of temperature on the setal characteristics in Polynoïdae (Annelida : Polychaeta). *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.,* **69** (2) : 87-99.

LAUBIER, L., C. PICARD & J. RAMOS, 1972. — Les Heterospionidae (Annélides Polychètes sédentaires) de Méditerranée occidentale. *Vie Milieu,* **23** (2A) : 243-254.

LEFÈVRE, M., 1985. — Spatial variability of zooplanktonic populations in the lagoons of a high island (Moorea, French Polynesia). *Proc. fifth int. Coral Reef Congr.,* 1985, Tahiti, **6** : 39-45.

— 1986. — Variations spatio-temporelles du peuplement zooplanctonique du lagon de l'île de Moorea (Archipel de la Société, Polynésie française). Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, 127 p.

PETTIBONE, M. H., 1963. — Revision of some genera of Polychaete worms of the family Spionidae, including the description of a new species of *Scolelepis. Proc. Biol. Soc. Washington,* **76** : 89-104.

PORTER, J. W., & K. J. PORTER, 1977. — Quantitative sampling of demersal plankton migrating from different coral reef substrates. *Limnol. Oceanogr.,* **22** (3) : 553-556.

RAMOS, J., 1976. — *Aonides oxycephala* (Sars 1862). Remarques taxinomiques. *Vie milieu,* **26** (1A) : 11-20.

REISH, D. J., 1977. — The role of life history studies in Polychaete Systematics. *In* : Essays on polychaetous Annelids in memory of Dr. Olga Hartman. D. J. REISH and K. FAUCHALD eds, Allan Hancock Fondation edit, University of southern California : 461-476.

SCOR-UNESCO eds, 1968. — Zooplankton sampling. *Monogr. Oceanogr. Method.,* UNESCO Press, Paris, **2** : 174 p.

SCHELTEMA, R. S., 1971. — The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. *In* : Fourth European Marine Biology Symposium. D. J. CRISP ed., Cambridge University Press : 7-28.

— 1981. — The significance of larval dispersal to the evolution of benthic marine species. *In* : Genetics and reproduction of marine organisms. V. L. KASYANOV and A. I. PUDOVKIN eds, Proc. XIV Pacific Sci. Congr. Khabarovsk, Aug. 1979. Issue 2 : 130-145.

SMITH, P. R., & Fu-Shiang CHIA, 1984. — Larval development and metamorphosis of *Sabellaria cementarium* Moore 1906 (Polychaeta : Sabellariidae). *Can. J. Zool.,* **63** : 1037-1049.

VRBA, E. S., 1980. — Evolution, species and fossils : how does life evolue ? *S. Afr. J. Sci.,* **76** : 61-84.